LA THÉORIE DU DURIAN
OU
L'ORIGINE DE L'ARBRE MODERNE

par E. J. H. CORNER

Adaptation française par N. et F. HALLÉ

(2e partie)

LES CARACTÈRES DES ANGIOSPERMES PRIMITIVES

1. POSTULAT

Le fruit des tout premiers ancêtres des Angiospermes modernes, étaient des follicules ou des capsules, rouges, massifs, avec de nombreuses et volumineuses graines noires à arille rouge. A partir de ces prémices, bien dignes de surprendre, il est possible de faire les déductions suivantes :

2. ARBRES

De tels fruits ne peuvent être nés que sur des rameaux massifs. Aucune herbe ne peut produire un durian, une noix de muscade, ou un fruit d'Annonacée, encore moins le bouquet de gousses à arilles des Légumineuses. Je puis donc en déduire que les Angiospermes ancestrales étaient des *Arbres.*

3. HABITAT TROPICAL

Les volumineuses graines arillées sont incapables d'entrer en dormance ou de résister à la dessiccation, elles ne peuvent survivre hors des forêts humides tropicales ou subtropicales. Donc, les ancêtres doivent avoir été des *arbres tropicaux.*

4. FEUILLES COMPOSÉES

Les arbres tropicaux à rameaux massifs sont typiquement ceux qui ont d'immenses feuilles composées insérées en spirale, pennées ou palmées ; par ailleurs, chez de tels arbres, on trouve toujours des transitions vers la feuille simple. Donc ces arbres tropicaux ancestraux ont dû avoir des *feuilles composées* (primitivement pennées, car la feuille palmée n'est qu'une feuille pennée dont l'axe est réduit). Et c'est justement la condition

actuelle de nombreux arbres à fruits arillés (Méliacées, Sapindacées, Légumineuses, Connaracées, Sterculiacées, *Bocconia*, *Aesculus*).

5. Monocaulie.

Les deux principes complémentaires qui vont suivre interviennent avec une régularité telle, dans la construction des plantes à fleurs, qu'ils semblent se prêter à une étude mathématique :

a) *Conformité axiale.*

Dans une espèce donnée, plus l'axe principal est massif, plus les appendices de cet axe sont étendus ou complexes. Ainsi plus le rameau principal est épais, plus les feuilles sont grandes ou compliquées; on l'observe chez les formes de jeunesse des arbres (certaines ont des feuilles composées tandis que les branches ont des feuilles simples, comme chez *Artocarpus*, *Scaphium* et quelques Protacées), ou encore sur les tiges des plantes herbacées comme *Nicotiana* ou *Helianthus*, chez les Ombellifères en rosette, ou chez les Composées avec leurs larges feuilles basales qui diminuent de taille et de forme jusqu'à se changer en bractées.

b) *Diminution liée à la ramification.*

Plus la ramification est poussée, plus les extrémités des rameaux et leurs appendices diminuent de taille; ainsi chez *Solanum*, à mesure que la ramification s'accroît, les feuilles, les inflorescences, les fleurs, les fruits et les rameaux deviennent plus petits; chez *Carica papaya* les inflorescences ♀ peu ramifiées portent des fleurs rares mais grandes, tandis que les inflorescences ♂ très branchues portent un grand nombre de fleurs petites.

Ces deux principes permettent de comprendre sous quelles formes les Angiospermes primitives ont dû se présenter, afin de produire ces énormes fruits de notre postulat, et de comprendre comment se sont formés les Angiospermes modernes, avec leur ramification très poussée et leurs petits appendices. Ces deux principes, il importe de le noter, ne concernent pas les Algues qui assimilent plus ou moins par toute leur surface; ce sont des principes propres au Xérophyton. Chez ce dernier la tendance à une diminution régulière des appendices s'oppose à l'accrescence thalloïde des Algues.

Maintenant, prenons une Angiosperme arborescente à feuilles pennées, simplifions-la jusqu'à n'avoir plus qu'une tige unique (c'est le cas des formes de jeunesse), et changeons le bourgeon apical en une fleur terminale unique. Le résultat sera évidemment un arbre à aspect de *Cycas* avec une rosette d'appendices foliaires, les uns stériles et les autres fertiles. Tel doit avoir été l'aspect de la proto-légumineuse avec sa rosette terminale de follicules arillés géants.

Ce follicule de proto-légumineuse ressemble en effet, fidèlement, à la macrosporophylle des *Cycas ;* pour le comprendre, il suffit de regarder la « graine » rouge pulpeuse d'un *Cycas* comme une graine arillée modifiée

(cf. *Taxus*), et d'enrouler sur elle-même la sporophylle pour former un follicule.

Prenons, maintenant, le problème en sens inverse; partons des fleurs axillaires. Elles sont déjà plus petites, quoiqu'encore massives (cf. fleurs de *Magnolia*, ou fleurs ♀ de *Carica*). Si les boutons axillaires se développent pour produire des inflorescences hautement ramifiées, les fleurs deviendront encore plus petites (comme celles des cymes d'Annonacées, ou de l'inflorescence ♂ de *Carica*, qui parfois possèdent encore une fleur ♀ terminale massive et solitaire).

Enfin, si la tige elle-même se ramifie, on obtiendra les très petites fleurs des panicules de Sapindacées, Méliacées, Mimosoïdées, et des autres arbres modernes dont les rameaux sont grêles, comparés aux tiges de leurs formes de jeunesse.

Le carpelle solitaire des Légumineuses modernes est semblable à celui des proto-légumineuses, mais l'aptitude à la fécondation est beaucoup plus précoce; ceci s'accorde avec les « caractères de bouton » de la fleur, relativement petite, des Légumineuses modernes, née sur une ultime ramification de haut degré. Ce follicule solitaire des Légumineuses modernes représente la macrosporophylle de Cycadale, mais son développement est *postérieur* à la fécondation et *non pas antérieur* à celle-ci (voir Corner 1949) [1].

La macrosporophylle de Cycadale se déploie; le follicule des Légumineuses finit lui aussi par s'ouvrir. La macrosporophylle de Cycadale doit naître sur une tige massive; de même aussi le pédoncule de la fleur des Légumineuses s'épaissit, *après* la fécondation.

C'est donc sous l'effet de tendances héréditaires, que les ovules fécondés augmentent de volume jusqu'à devenir des graines, et que les fruits grossissent puis s'ouvrent.

Exactement opposé est le cas des Composées modernes, par exemple, qui ont réussi à échapper à ce joug héréditaire, l'akène ne présentant pratiquement aucun des caractères du follicule et de la capsule. Les structures des graines, et leurs exigences, devront occuper une place de plus en plus importante dans l'étude des plantes à fleurs.

La tige simple, avec une énorme fleur ouverte à l'extrémité, est une structure nécessaire à la production des énormes fructifications requises par la théorie du Durian; cela se réfère non à une fiction mais à une réalité, le *Cycas* bien connu, qui a si souvent été regardé comme le prototype des Angiospermes.

Sans entrer dans les détails, on comprend maintenant comment la Dicotylédone arborescente moderne a pu se différencier à partir de ce prototype par la ramification de toutes ses parties; d'où la diminution de

1. En 1942 (Bull. Soc. Bot. Fr.), Emberger soulignait déjà la différence de nature, qui sépare les *Préphanérogames* dont l'ovule se développe inéluctablement, des *Phanérogames* véritables, chez lesquelles la formation de la graine est déclenchée par la fécondation (voir aussi Traité de Botanique, Chadefaud et Emberger **2**, I : 257 (1960). — Note des Traducteurs.

la taille, la simplification structurale des branches, feuilles, fleurs, fruits et graines. Les fruits cependant tendent à garder la forme ancestrale de la macrosporophylle de *Cycas*, car la graine, en tant qu'organe de dispersion, est l'élément directeur et conservateur de la reproduction.

Typiquement, le *Cycas* est dépourvu d'entre-nœuds. Les grandes feuilles dominent le bourgeon terminal et la tige elle-même, comme chez les fougères arborescentes. Il semble que la tendance á produire des entrenœuds soit un procédé nouveau de rajeunissement, dominant toute l'évolution des Angiospermes et aboutissant à l'apparition du type herbacé; en effet l'allongement des entre-nœuds représente une sorte de prolongation du stade juvénile et permet la réalisation de longues tiges par le développement, non plus du rachis de la feuille, mais de sa base.

L'existence d'une phase *Cycas* dans l'évolution des Angiospermes est clairement démontrée par l'apparition d'entre-nœuds naissants chez les formes de jeunesse de *Carica papaya*, de Palmiers, de *Pandanus*, ainsi que chez les stades de jeunesse de la plupart des arbres à feuilles composées (Araliacées, Césalpinoïdées, Bignoniacées). On observe le même phénomène chez des Euphorbiacées et Annonacées, telles que *Phyllanthus* et *Drepananthus*, dont les ramifications phyllomorphiques conservent ce caractère ancestral au second degré; les ramifications et leurs feuilles simples ressemblent en effet à des feuilles composées.

L'inflorescence terminale des *Pandanus* et des Bignoniacées arborescentes, rend obligatoire la croissance sympodiale; ce mode de croissance apparaît comme primitif et se rencontre précisément lá où l'inflorescence axillaire n'a pas été différenciée. De même l'Agave avec sa rosette massive, son inflorescence terminale et sa monocarpie apparaît comme un descendant immédiat de la forme-*Cycas* et semble plus primitif que les *Dracaena* arborescents ramifiés. Parmi les Palmiers, la série est continue depuis les Palmiers monocarpiques avec leurs énormes inflorescences terminales *(Corypha*, *Metroxylon)* et leurs immenses feuilles, jusqu'aux petits Palmiers très ramifiés *(Bactris*, *Geonoma*, *Pinanga)* avec leurs tiges grêles, leurs petites feuilles et leurs inflorescences latérales. On peut ainsi constater que la ramification de la tige n'a pas progressé parallèlement à celle de l'inflorescence; en effet les facteurs déterminants de la ramification n'ont pas été nécessairement liés au transfert de la fleur ou de l'inflorescence depuis sa position terminale jusqu'à une position latérale : ainsi aucune Monocotylédone ne peut réellement être comparée aux *Magnolia* ou aux *Nymphea* même si elle possède des fleurs axillaires massives et solitaires; il y a par contre des analogies beaucoup plus grandes entre certains arbres sympodiaux ou entre certaines rosettes non ramifiées à inflorescences terminales *(Agave*, *Lobelia)*.

La monocaulie et la monocarpie n'apparaissent donc pas comme des particularités nouvellement acquises par les plantes modernes, mais comme des reliques structurales, normales chez les premières Angiospermes. Inversement, l'arbre abondamment ramifié à rameaux grêles, à feuilles simples et à inflorescences hautement divisées portant une multitude de très petites fleurs, comme les Cupulifères, apparaît, s'il est

correctement interprété, comme étant un dérivé moderne. Par ailleurs, les apparentes bizarreries de la taille, de l'inflorescence et du sexe des fleurs de *Carica* représentent une phase de l'évolution de l'inflorescence axillaire que la plupart des autres Angiospermes ont déjà dépassée.

Note. — *Carica papaya* ne pourrait-il être induit à former une fleur terminale? Son bouton floral nu serait un excellent matériel d'expérimentation, et sa tige massive pourrait bien être induite à produire par régression, à son apex, une fleur de proto-angiosperme. Cette plante très répandue à port primitif, survit, à n'en pas douter, par ses aptitudes chimiques plutôt que par ses qualités structurales.

6. Leptocaulie

J'utilise ce terme pour désigner l'arbre moderne avec son axe primaire et ses branches relativement grêles, qui diffère diamétralement du *Cycas* pachycaule. L'accroissement de la ramification, l'évolution vers la feuille simple, et le développement des entre-nœuds sont des traits fondamentaux de l'arbre moderne. Le rameau grêle, à longs entre-nœuds s'étale ou s'élève avec un poids moindre; il réussit à dépasser rapidement en hauteur le vieux et maladroit pachycaule handicapé par ses branches massives et la lenteur de sa croissance; mais il favorise aussi l'extension géographique du leptocaule en lui fournissant de meilleurs moyens de résister à la sécheresse et au froid. En effet les petits bourgeons sont plus nombreux, s'édifient plus facilement et le remplacement des rameaux endommagés est mieux assuré. Le leptocaule ou arbre moderne, en vient ainsi à dominer par sa taille, sa rapidité de croissance et son extension, l'ancien pachycaule; c'est la raison pour laquelle il est l'élément essentiel des forêts modernes, alors que les Palmiers, les *Pandanus*, les *Carica* et autres plantes arborescentes du même type, ainsi que les *Cycas* et les Fougères arborescentes, sont relégués dans des stations d'importance secondaire, et à peu près toujours tropicales.

7. Cauliflorie

Lorsqu'un leptocaule de port très évolué conserve les fleurs et les fruits archaïques et massifs que postule la théorie du Durian, sa floraison et sa fructification doivent être assurées par des boutons dormants dans le vieux bois, car les grêles rameaux feuillés sont trop précoces. Ainsi s'explique la ramiflorie et la cauliflorie, selon le degré de ramification et la relative immaturité physiologique des branches et des ramilles. Par exemple dans les genres *Durio*, *Xylopia* et *Myristica*, qui ont des feuilles simples et des rameaux grêles disposés horizontalement mais aussi des fruits arillés massifs, la majorité des espèces sont ramiflores ou cauliflores; de même, chez des arbres à feuilles pennées, à rameaux grêles et feuillage horizontal, tels que *Swartzia* (Légum.) ou *Lansium* (Méliac.) mais dont les fruits sont arillés et massifs, on trouve la ramiflorie ou la cauliflorie.

Le phénomène *tropical* de la cauliflorie reçoit donc une explication simple et naturelle, grâce à ces arbres qui ont différencié le rameau

moderne mais ont gardé l'aspect archaïque de leur fruit arillé. Ce fruit massif implique, cependant, une fleur ou une inflorescence massive, ou au moins une capacité physiologique qui dépend d'un état de maturité avancé des tissus; ceci est nécessaire pour que les organes reproducteurs puissent se développer; les fleurs ou les inflorescences massives, aussi bien que les exigences physiologiques peuvent demeurer et rendre alors obligatoire la cauliflorie même si le fruit arillé a évolué de son côté en drupe, baie ou akène indéhiscent. C'est ce qui s'est produit chez *Annona*, *Polyalthia* (Annonacées), *Averrhoa* (Oxalidacées), *Diospyros* (Ebénacées) ou *Theobroma*.

Le genre *Artocarpus* nous fournit un exemple instructif : *A. anisophylla* présente les plus grandes feuilles pennées et les rameaux les plus massifs du genre : ses gros fruits sont axillaires. *A. incisa* (l'Arbre-à-pain) présente des feuilles pennées et des rameaux presque aussi massifs, mais les fruits ont tendance à mûrir sur les parties défeuillées des rameaux *A. heterophylla*[1] (le Jacquier) enfin, a des rameaux grêles avec des feuilles simples tendant vers un arrangement horizontal d'un type plus moderne : or, il est cauliflore.

Averrhoa par contre, semble exceptionnel. *A. bilimbi* a des rameaux massifs et il est cauliflore, tandis que *A. carambola* a des rameaux grêles et ses fruits sont plus ou moins axillaires. En règle générale cependant, il n'est pas difficile de deviner a priori d'après les rameaux, les fleurs et les fruits, si un arbre est cauliflore.

8. Mégaspermie

Les arbres ramiflores et même parmi eux, ceux qui ont une structure moderne, ne peuvent s'échapper de la forêt humide, à cause de leur grosse graine qui exige une germination rapide. Pour la colonisation des tropiques plus secs et des régions tempérées, on doit s'attendre à une évolution vers des fruits résistants au froid et à la sécheresse (comme drupes et akènes), ou vers des petites graines à téguments durs, à embryon partiellement déshydraté, et à grand pouvoir de dormance. Suivant un tel critère, les arbres peuvent être classés en :

a) *Arbres mégaspermes.*

Ils sont tropicaux, avec de grosses graines et de gros fruits; ils ne présentent pas de dérivés herbacés. On peut en répartir les espèces dans les deux sous-groupes suivants :

1. Espèces $\pm$ mégaphylles avec des pousses plutôt massives et redressées, et typiquement, avec des feuilles composées.

2. Espèces cauliflores ou ramiflores $\pm$ microphylles avec des branches grêles disposées horizontalement, et typiquement, avec des feuilles simples.

1. = *A. integrifolia* L. var *heterophylla*. N. des T.

b) *Arbres microspermes.*

Ils sont tropicaux ou tempérés, généralement microphylles et typiquement leptocaules, avec ordinairement des feuilles simples; leurs fruits sont petits et leurs graines petites et résistantes; on leur connaît souvent des dérivés herbacés.

On trouve ces deux types d'arbres dans la forêt tropicale humide, apparemment en équilibre dynamique; mais les arbres microspermes prennent la première place à mesure que le climat devient difficile. (Dans les cas extrêmes on aboutit aux *Betula* et aux *Salix* des régions Arctiques, et, en montagne, aux Ericacées et aux Myrtacées à petites graines). L'arbre microsperme l'emporte par les avantages de sa leptocaulie tandis que l'arbre mégasperme à rameaux massifs se trouve favorisé au stade de la plantule, dans les strates inférieures de la forêt. De grosses graines, pleines de réserves nutritives, donnent de grandes plantules qui s'élèvent bien au-dessus de l'humus (jusqu'à 2 m chez *Dimorphandra* sp. du Surinam, et 3 m chez un *Entada* de Malaisie); des rameaux massifs avec des feuilles insérées en spirale peuvent au cours de leur croissance, profiter des rayons de lumière verticaux ou obliques qui réussissent à traverser la voûte de la forêt (Corner, 1946). Il est difficile pour de petites graines de se fixer et de prospérer sur le sol de la forêt, sauf dans des endroits tels que des remblais escarpés ou des éboulis, où la terre s'est trouvée, par chance, mise à nu. En forêt tropicale humide, le type idéal semble être un arbre intermédiaire avec des rameaux relativement grêles, de grosses graines et des touffes obliques de feuilles subspiralées; ou encore un arbre à port de *Terminalia* (voir Corner, 1940) tel qu'il apparaît dans la plupart des Diptérocarpacées, Sapotacées, Guttifères, Lauracées, Sterculiacées, Lécythidacées, Rutacées et Légumineuses. Cependant, la forêt tropicale renferme, apparemment, toutes les combinaisons possibles de caractères d'arbres; et tous ces caractères peuvent se présenter à des degrés indépendants d'évolution. On pourrait de ce fait envisager de subdiviser les arbres mégaspermes en de nombreuses catégories; mais cela demanderait nécessairement de la part des botanistes une étude sur le terrain. Les arbres modernes de la forêt tropicale humide présentent, par adaptation, tout un éventail de formes architecturales. Depuis *Cycas* et *Agathis*, ou *Carica* et *Corypha*, jusqu'aux Cupulifères, Composées et *Dracaena*, on trouve les formes arborescentes les plus diverses dans beaucoup de familles. Des familles d'arbres encore mal connues telles qu'Annonacées, Olacacées, Rubiacées et Euphorbiacées bénéficieraient grandement d'études détaillées.

Note. — Les chiffres suivants retenus après étude d'un grand nombre de cas, donneront une idee de la variation de la taille des graines. Les poids sont des moyennes calculées d'après des lots de 10, 20, 30 ou 50 graines fraîches de taille moyenne.

	Poids moyen d'une graine fraîche en grammes
Millelia atropurpurea (Papilion.)	60,00
Carapa guyanensis (Méliac.)	15,67
Hymenaea courbaril (Cæsalpin.)	5,575
Mucuna utilis (Papilion.)	0,891
Parkia javanica (Mimos.)	0,773
Delonix regia (Caesalpin.)	0,407
Cassia fistula (Cæsalpin.)	0,151
Phaseolus radiatus (Papilion.)	0,090
Hibiscus esculentus (Malvac.)	0,065
Cassia siamea (Cæsalp.)	0,0329
Cassia hirsuta (Cæsalp.)	0,0076

NOTE — *Quercus, Fagus, Corylus, Juglans, Aesculus, Evonymus* et *Taxus* entre autres, font figures d'exception en tant qu'arbres mégaspermes tempérés. Les quatre premiers, cependant, ont des akènes ou des noyaux résistants, résolvant ainsi le problème des graines et il semble qu'ils représentent un cas special de « microspermie » sous tous les rapports, sauf en ce qui concerne les caractères mégaspermes de la graine et l'absence de dérivés herbacés; or *Quercus*, lorsqu'il est étudié dans le sud-est asiatique, semble être un produit tropical. Les trois autres, cependant, sont visiblement de très inhabituels et intéressants exemples d'arbres qui sont devenus principalement « microspermes » et tempérés tout en conservant le vieux mécanisme de fructification (avec une arille chez *Evonymus* et *Taxus*) et le port arborescent; *Evonymus* est lui aussi un genre tropical; quant à *Aesculus*, il est étroitement apparenté aux Sapindacées tropicales.

9. État herbacé

Les graines et les fruits massifs des arbres mégaspermes ne peuvent se développer sur des pousses aussi juvéniles que celles des herbes; ainsi les Guttifères, Lécythidacées, Sapotacées et Cupulifères ne présentent pas de formes herbacées. En conséquence, le port herbacé a été incapable de se différencier avant que l'arbre ancestral tropical ait atteint le stade microsperme. Maintenant, il est communément établi que dans beaucoup de grands genres, comme *Hibiscus*, *Cassia*, *Mimosa*, *Solanum*, *Veronica*, *Vernonia* ou *Dracaena*, il y a toutes les transitions depuis l'arbre jusqu'à l'herbe. Mais, tous ces cas se rapportent à des arbres plus ou moins microspermes. Quand on regarde les arbres mégaspermes, il n'y a à peu près aucun genre (sauf *Cassia*) et seulement très peu de familles, dans lesquelles des formes de transition apparaissent (Légumineuses, Rosacées, Sterculiacées, Apocynacées, Euphorbiacées et Graminées par exemple). Il y a effectivement des différences importantes entre l'arbre mégasperme typique et l'herbe. La grande lacune qui les sépare est comblée par l'arbre tropical microsperme. Le passage de l'arbre tropical jusqu'à l'herbe se ramène, en fait, à la réalisation du fruit microsperme. C'est là un processus long, délicat, et sans précédent dont la botanique n'a pas encore réellement pris conscience (cf. Guttifères-Hypéricacées, Chrysobalanoïdées-Rosoïdées, Moracées-Urticacées, Bombacacées-Malvacées, Bignoniacées-Scrofulariacées, Bambusacées-Graminées). Il est clair que ni les types herbacés comme les Ranales et les Hélobiées, ni les arbres micro-

spermes comme *Casuarina* et *Populus*, ne peuvent être considérés comme primitifs; et les Cupulifères microspermes, ainsi que *Salix* et *Populus*, bien que curieusement dépourvus de parents vraiment herbacés, apparaissent comme fondamentalement différents des mégaspermes *Juglans*, *Quercus* et *Fagus*. Aussi, des familles mégaspermes telles que les Annonacées, Myristicacées, Burséracées, Sapotacées et Palmiers, sans alliés herbacés, seraient à étudier du point de vue de la maturité physiologique pour être comprises de façon satisfaisante. Il est clair en effet qu'une étude physiologique de la floraison et la fructification des arbres tropicaux doit être entreprise; cette recherche devra notamment comprendre les greffes de boutons en vue d'obtenir une fructification précoce; c'est une matière d'importance pratique (la bibliographie tropicale concernant l'agriculture et l'horticulture pourrait révéler quelques informations déjà publiées sur ce sujet). Peut-être cette recherche démontrerait-elle que le rameau leptocaule, nécessaire au fruit microsperme, est essentiellement un organe juvénile qui se développe sur des réserves accumulées antérieurement, et qui de ce fait, est l'homologue d'une germination; on peut en déduire qu'une plante herbacée n'est pas beaucoup plus qu'une plantule prématurément apte à la reprodution.

10. Conclusion

Les ancêtres des plantes à fleurs modernes doivent avoir été des arbres tropicaux de hauteur faible ou moyenne, à branches rares et sympodiales, à bois tendre, à rameaux massifs portant des feuilles composées insérées en spirales, sans entre-nœuds distincts; ces arbres devaient se reproduire par de grosses graines arillées, nées de follicules rouges massifs, succédant à des fleurs ou inflorescences terminales. Les plus archaïques parmi ces ancêtres semblent avoir été monocarpiques et monocaules, avec le port d'une *Cycadale*.

De telles plantes n'existent plus actuellement mais beaucoup ont conservé des traces de ces structures ancestrales. La forme primitive me paraît se manifester encore dans le port des *Palmiers*, des *Pandanus*, des *Senecio*, des Lobéliacées et des Euphorbes arborescentes, des Pivoines arborescentes, des arbres bouteilles *(Adansonia, Brachychiton)*, des Cactées, *Carica*, Araliacées, etc... Même les choux de Bruxelles doivent leur apparence curieuse à leur forme primitive. En fait, presque tous les arbres bizarres sont bizarres parce que leur forme est primitive et actuellement inhabituelle. Comme corollaire, le parenchyme ligneux apparaît, non pas comme une caractéristique moderne, ainsi que le maintiennent beaucoup d'anatomistes du bois, mais comme une caractéristique primitive, vestige du port des premières Angiospermes (cf. *Cecropia*, *Macaranga*, *Carica*, etc...).

EFFET SUR LES ANIMAUX

Dans les forêts tropicales modernes 50 % environ, des arbres et des lianes ligneuses ont des fruits comestibles. Sur ce nombre environ 90 % ont des baies et des drupes et 10 % seulement ont des graines arillées ou des téguments séminaux charnus. Mais ces 10 % sont certainement les plus nutritifs, car l'arille ou le tégument charnu sont riches en huiles, caroténoïdes, et autres substances complexes.

Dans les forêts ancestrales, composées d'Angiospermes primitives conformes à la théorie du Durian tous les arbres doivent avoir ployé sous le faix de leurs fruits rouges à graines noires arillées suspendus comme des lanternes et contrastant vivement avec le feuillage vert; il doit y avoir eu en outre dans les arbres, de beaucoup plus grandes quantités de matières alimentaires destinées aux animaux.

Imaginons des forêts anachroniques constituées entièrement de Durians alors qu'il n'y en a pas actuellement 1 % dans nos forêts de Malaisie. Imaginons des forêts remplies de châtaignes rouges et de graines pulpeuses; on comprend alors l'effet de la modernisation des arbres sur les herbivores de la forêt. Dans les forêts originelles, il y avait de multiples raisons pour grimper, sauter et voler parmi les grosses branches basses à la recherche des fruits; dans ces conditions l'origine sensiblement simultanée, des plantes à fleurs, des oiseaux et des mammifères, ne semble pas extraordinaire. Mais les arbres microspermes évoluèrent, grandirent et rendirent les forêts plus complexes; du même coup il y eut moins à manger, en quantité et en qualité.

Les singes modernes, si diversifiés, sont seulement des reliques, ainsi que l'ont prouvé les restes fossiles de ceux qui festoyaient dans les premières forêts. Les mammouths finirent par s'éteindre, ce n'est pas étonnant, avec des herbes au lieu de Durians pour se nourrir; et les éléphants s'approchent aussi du moment de leur disparition dans les vergers déclinants du monde moderne. Les perroquets et les écureuils, par contre, ont les moyens de s'en tirer avec les akènes et les graines modernes. Les paresseux peuvent rester pendus grâce aux feuilles; les singes deviennent omnivores; quant aux oiseaux frugivores et aux roussettes, leur survivance est due aux arilles et aux dérivés pulpeux persistants. Ces arilles, si riches chimiquement, peuvent avoir été un important facteur de diversification spécifique; et l'effet contraire peut être reconnu dans la pauvreté et l'uniformité des animaux frugivores au milieu des vastes forêts de chênes, hêtres, pins, et noisetiers des pays tempérés nordiques.

NOTE. — Cet accroissement de hauteur de la forêt par l'arbre moderne a donné l'environnement des primates. Le développement du port microsperme a donné l'environnement optimum des herbivores, qui a fait redescendre le primate jusqu'au sol.

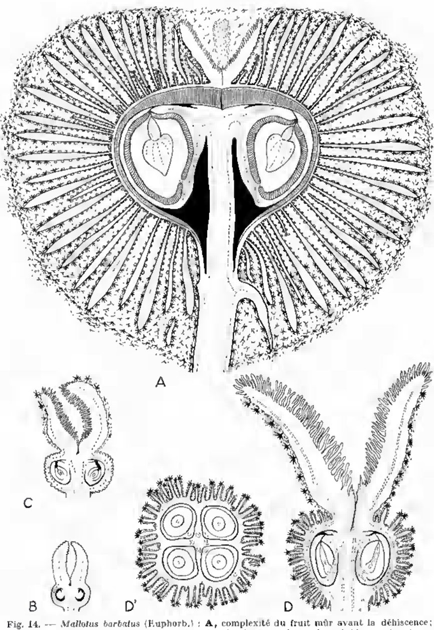


Fig. 14. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : **A**, complexité du fruit mûr avant la déhiscence; on voit les poils stellés urticants et raides, les épines et les graines à tégument externe (sarcotesta) pulpeux, la dure palissade protectrice du tégument interne et l'arille rudimentaire du côté micropylaire du funicule (× 6); **B** à **D**, développement de la fleur : on voit l'apparition précoce des épines de l'ovaire sous les poils stellés, le développement basipète des styles et de l'ovaire, et en grisé, le tissu conducteur oléagineux des stigmates conduisant au rebord arillaire dominant le micropyle (cf. **D**, fleur mûre) × 14.

EFFETS DES ANIMAUX SUR LES FRUITS

1. Protection des fruits

L'exploitation intensive conduit les animaux à la consommation de fruits immatures et à un gaspillage de graines. Actuellement les arbres tropicaux souffrent plus des attaques des écureuils, des chauve-souris frugivores, des ours à miel et des singes qui mangent les fruits immatures, que des insectes foreurs ou des maladies. On peut être certain que depuis le premier stade évolutif des plantes à fleurs, le fruit immature doit avoir bénéficié d'une protection. Pour cela, il y a trois modes principaux.

a) *Dissimulation optique.*

C'est le camouflage par une couleur verte au milieu du feuillage; en d'autres termes le mécanisme de reproduction de la plante à fleurs comporte deux stades d'attraction. L'un favorise la pollinisation et l'autre, la dispersion des graines; entre les deux, s'étend un stade de développement discret. Cependant bien que les premiers vertébrés arboricoles aient pu avoir la vue courte, de gros fruits ne peuvent passer inaperçus et d'autres moyens ont dû intervenir.

b) *Protection mécanique.*

La protection mécanique peut être assurée par un péricarpe ligneux (ce mode de protection ne peut devenir effectif qu'après la période de croissance du fruit), par des sépales persistants, par un revêtement dense de poils, et tout particulièrement, par une armure d'épines; celle-ci peut devenir efficace par le durcissement du sommet des épines dès que le fruit commence à être d'une taille appréciable.

c) *Protection chimique.*

Il y a la méthode chimique de répulsion par acidité, astringence ou par le poison. De nos jours la toxicité des fruits est nettement la méthode de protection la plus efficace, comme la plus universelle; en effet, s'ils n'étaient pas aussi bien protégés, la plupart des fruits modernes n'auraient pu survivre dans les forêts tropicales.

2. Armure

Nombre de faits évidents amènent à penser que l'armure d'épines a été un facteur important et primitif. Si l'arille est comparativement rare chez les plantes à fleurs modernes, il en est de même pour les fruits à épines; et l'association des épines et de l'arille est si parfaite qu'elle permet de considérer l'armure du Durian comme aussi caractéristique que son arille. Lorsqu'on trouve des fruits à épines, on peut s'attendre à trouver des arilles dans le même genre ou dans des genres voisins, et vice versa. On pourrait citer des exemples dans les genres suivants :

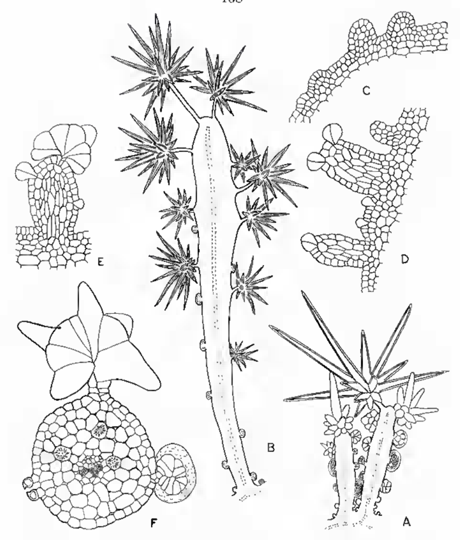


Fig. 15. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : **A**, épines de l'ovaire (× 40) et **B**, épines du fruit (× 25); on voit les poils stellés de l'apex et de la partie supérieure de l'épine ainsi que les poils glandulaires de la partie inférieure (développement basipète après la fécondation); **C** à **E**, stades du développement des épines de l'ovaire avec, à l'apex, l'apparition des poils stellés (× 225); **F**, coupe transversale d'une épine de jeune fruit avec un jeune poil stellé, un poil glandulaire, un stomate et le faisceau vasculaire central (× 225).

Victoria (Nymphéacées), *Rheedia* (Guttifères), *Sloanea* spp. Tiliacées, et autres genres non arillés), *Cnestis* (Connaracées), *Nephelium*, *Xerospermum*, *Paullinia* (sect. *Castanella*), *Schleichera* et *Lepisanthes* (Sapindacées, avec le *Paranephelium* de Malaisie, non arillé et ressemblant à un petit Durian); *Aglaia* avec des épines rudimentaires (Méliacées, avec *Flindersia* dont les fruits muriculés et les graines ailées font transition entre le type Durian et *Swietenia*); *Sindora* (Légumineuses); *Carpotroche*, *Mayna* (Flacourtiacées); *Rinorea*, *Alsodeia* (Violacées, sans arille); *Momordica*, *Cucumis*, *Sechium* et *Echinocystis* (Cucurbitacées, avec des graines pseudo-arillées); *Tabernaemontana* spp. (Apocyn.); *Ricinus*, *Mallotus* (Euphorbiacées); *Geanthus*, *Amomum*, *Globba* (Zingib.), *Canna*.

La présence d'épines sur les fruits d'*Allamanda* (Apocynacées), *Datura*, quelques Bignoniacées, *Melastoma*, *Galium*, *Ranunculus*, et *Dichaea* (Orchid.) est donc suggestive en tant que reliques, exactement comme chez *Bixa*, qui a une arille rudimentaire et un tégument séminal charnu.

L'absence d'épines chez les Dilleniacées et le développement, à leur place, de sépales persistants, suggère que cette famille pourrait avoir eu, depuis un stade très précoce un mécanisme différent assurant la protection du fruit arillé.

Actuellement, autant que j'ai pu l'observer, les épines des fruits sont des excroissances définies se développant immédiatement sous les premiers et les plus larges poils peltés de l'ovaire (les poils glandulaires étant des modifications juvéniles des poils peltés). Les écailles peltées sont caractéristiques des Ptéridophytes, et ainsi, la présence d'épines est liée à un caractère archaïque supplémentaire. La présence d'épines, en effet, caractérise les pétioles de nombreuses fougères arborescentes *(Cyathea)*. Les écailles imbriquées, tournées vers le bas des fruits des Palmiers-Lépidocarpoïdées, se développent à partir des écailles peltées du jeune ovaire et se présentent comme l'armure d'une drupe moderne issue par adaptation de la capsule arillée épineuse des proto-Palmacées.

La même interprétation peut être donnée, des épines de l'*Annona muricata* et de *Rollinia* (Annonacées) qui apparaissent au sommet des carpelles. Dans le cas d'*Artocarpus*, la fonction de l'arille est transférée à la paroi ovarienne et celle des épines aux périanthes des fleurs minuscules, développant ainsi un simulacre de Durian à partir d'une inflorescence. *Pandanus* est comparable. Dans le cas de *Castanea*, la fonction protectrice a été transférée aux bractées épineuses, et les châtaignes apparaissent comme des marrons d'Inde au second degré, à partir d'inflorescences au lieu de fleurs isolées.

Il est certain qu'*Artocarpus* et *Castanea*, lorsqu'ils seront correctement interprétés, seront considérés comme les genres-clés de l'évolution des Moracées-Urticacées d'une part, et des Cupulifères d'autre part, comme le *Durio* est le genre-clé des Bombacacées-Malvacées.

Par sa capsule arillée épineuse, ses grosses graines, et ses écailles peltées, le *Durio* apparaît à l'heure actuelle comme le plus typique survivant des fruits d'Angiospermes primitifs. Et pourtant le *Durio* est

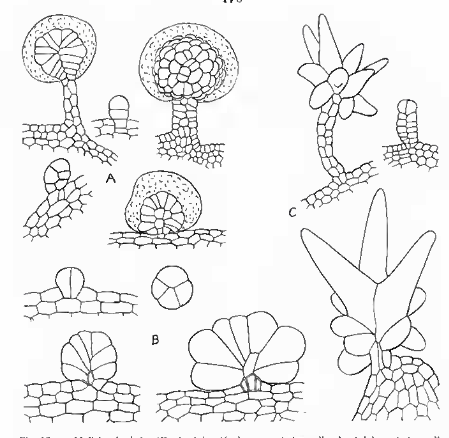


Fig. 16. — *Mallotus barbatus* (Euphorb.) : développement des poils glandulaires et des poils stellés des épines de l'ovaire; on voit comment par simplification, tout type de poil peut dériver des stades initiaux qui comportent un cloisonnement longitudinal et un accroissement des cellules épidermiques; **A**, poils glandulaires sessiles ou pédonculés (× 225); **B**, jeunes poils stellés sessiles ou subsessiles (× 400); **C**, jeunes poils stellés pédonculés (× 225).

moderne, par son port arborescent à rameaux grêles et à feuilles simples; cette dualité est la conséquence de sa ramiflorie. D'un autre côté le vulgaire marron d'Inde *(Aesculus)* apparaît comme le meilleur imitateur tempéré des proto-Angiospermes tropicales. Ses capsules massives épineuses à graines volumineuses mais non arillées se présentent en grappes terminales sur des pousses massives à feuilles composées; la grosseur des pousses (bien connue dans les classes de botanique à cause du gros bourgeon) s'oppose ici à la ramiflorie. *Aesculus* est un genre clé des Sapindacées-Acéracées, et montre les possibilités géographiques maximales des Angiospermes primitives.

C'est pourquoi, aux attributs de l'Angiosperme primitive doivent être ajoutés les écailles peltées et les fruits épineux; ces deux caractères

ouvrent de nouvelles perspectives de recherches parmi les familles de plantes à fleurs modernes. Ainsi par exemple les poils étoilés peuvent être considérés comme des reliques d'écailles peltées (chez *Solanum*, on distingue d'une part les espèces modernes, grêles, glabres ou à poils simples comme *S. dulcamara*, *S. nigrum*, et *S. parasiticum*, d'autre part les espèces massives à port de Papayer comme *S. quitoense* et *S. grandiflorum* qui présentent un revêtement dense de poils étoilés). Les hydathodes des Broméliacées se rapportent à ces mêmes problèmes.

3. Graines suspendues

Seuls les petits fruits du *Durio griffithii* montrent les graines arillées suspendues qui sont si remarquables chez *Sloanea*, les Méliacées et les Légumineuses, ou chez *Sterculia*, *Gloriosa* et *Erythrina* qui ont perdu l'arille. Cependant, le fait d'être suspendue est un caractère de la graine arillée ou pseudo-arillée, ainsi que le montrent les quatre exemples suivants.

1. *Magnoliaceae* : il n'y a pas d'arille, le tégument séminal rose ou rouge étant charnu; et il n'y a pratiquement pas de funicule (comme chez les Annonacées), mais les graines pendent au bout de filaments grêles; qui sont les spirales déroulées des vaisseaux du protoxylème du raphé (fig. 17 F).

2. *Xylopia fusca* (Annonacées) : la graine gris-bleu a un tégument charnu mais pas d'arille; elle pend au bout d'un pédoncule qui est le faisceau vasculaire du placenta après que le friable endocarpe rose s'en soit détaché lors de la déhiscence du fruit (fig. 17 G).

3. *Guioa* (Sapindacées) : les graines sont arillées mais sessiles : quand le fruit s'ouvre, elles se détachent et restent suspendues au bout d'un long filament qui, dépendant morphologiquement de l'arille, se déploie près du micropyle (fig. 18).

4. *Gyrinopsis* (Thyméléacées) : les graines présentent un très étonnant arille couvert de fourrure brune (il ne m'a pas été possible d'en étudier les caractères morphologiques) et, lorsque par dessiccation s'ouvre la capsule, les 1-2 graines qu'elle contient tombent sur des filaments grêles qui se détachent du septum, et elles restent suspendues comme des araignées (fig. 19).

On peut considérer aussi que les graines, plus ou moins arillées, suspendues à des funicules de 1-4 cm de long, sont caractéristiques de l'immense genre *Acacia* (fig. 17 E) et que les grandes graines plus ou moins arillées de l'important genre *Swartzia* (Lég.) se comportent de la même manière (avec parfois même des funicules encore plus longs). Il est clair, d'après tous ces exemples variés, que les graines comestibles pendantes doivent avoir une signification biologique. Comme le mouvement permet une vision sans erreur, il semble que ce mécanisme attire l'œil des oiseaux qui viennent picorer la pulpe. Il est possible que, dans la forêt sèche d'Australie, l'arille cireux des petites graines d'*Acacia* fournisse un consi-

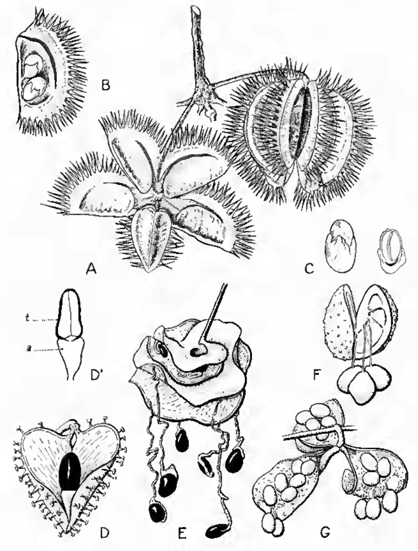


Fig. 17. — **A** à **C**, *Sloanea hongkongensis* (Elaeocarp.) fruit épineux et graines arillées (d'après Hook. Ic. 7 : 2628, 1900) × ½. — **D** et **D'**, *Sindora* sp. (Caesalp.), gousse monosperme à épines résinifères, testa noire (*t*) et arillode rouge (*a*) × ½. — **E**, *Acacia auriculaeformis*, gousse déhiscente spiralée, brunâtre avec ses graines noires suspendues au bout de leur funicule jaune cireux, × 1. — **F**, *Michelia champaca* (Magnol.) à graines roses (sarcotesta) et **G**, *Xylopia fusca* (Annon.) avec ses graines bleuâtres (sarcotesta), tous deux dépourvus d'arille mais munis de pseudofunicules, × ½.

dérable apport de nourriture, et même de boisson, aux oiseaux auxquels elles peuvent apparaître comme des araignées ou des chenilles sur des fils. Certainement, une graine pendante, picorée et détachée, a plus de chances de survie qu'une graine de Durian qui peut être écrasée avant d'être avalée, bien que cette dernière, si elle traverse sans dommage l'appareil digestif, puisse profiter à la germination d'un favorable supplément de fumier.

Ainsi, autre caractéristique des plantes à fleurs, la longueur du funicule prend de l'importance. Pourquoi les graines auraient-elles des funicules? Pourquoi les Acanthacées ont-elles des funicules spécialement modifiés? La seule réponse ou hypothèse qui puisse être avancée est qu'elles possèdent ces caractères par atavisme à partir du fruit primitif arillé; ainsi ces funicules persistent, à titre de reliques dépourvues d'utilité, dans les gousses indéhiscentes de *Parkia* (fig. 11 C) et de *Cassia*. En fait, le problème est plutôt de savoir comment les graines parviennent à se détacher de leurs funicules [1].

4. La couleur

On ne peut imaginer de contraste plus violent que celui d'un fruit rouge montrant ses graines pendantes noires et ses arilles écarlates sur un fond de feuillage vert. La couleur très sombre de la graine fait ressortir l'arille. Des variantes en fruits jaunes et arilles jaunes ne semblent pas faire varier le résultat. Mais cette constatation soulève la question de la fascination des animaux par les couleurs. Par expérience personnelle, j'ai constaté que le rouge est tellement attrayant pour le singe-du-cocotier *(Macaca nemestrina)* que, même s'il est trop malade pour se lever, pour manger, ou pour avaler, il sursaute de joie à la vue d'un fruit rouge. Je considère que ce n'est pas une coïncidence si les colibris sont rouges, si les perroquets sont rouges, si les noix de muscade ont un macis ou une pulpe rouge, si le fruit des Angiospermes primitives paraît avoir été rouge, si les sauvages peignent leur figure, les singes leur postérieur et les femmes leurs ongles en rouge, si les arbres de Noël sont décorés avec des baies de houx et des pétards rouges, si les drapeaux sont rouges, et si les signaux lumineux sont rouges. Pincher a noté ceci en 1947 : « dans l'ensemble il semble que les poissons osseux soient plus attirés par l'extrémité rouge que par l'extrémité violette du spectre. Ceci est en accord avec le témoignage des pêcheurs, qui trouvent les appâts rouges très efficaces ». Qu'est donc le rouge pour attirer et réjouir ainsi l'être vivant?

5. L'odeur

Le dernier caractère du Durian est son odeur. Une odeur encore plus forte est celle du Jacquier *(Artocarpus integrifolia)* qui a pour fruits

1. Cf. A. Pitot, Isolement et chute de la graine à maturité chez les Légumineuses. Montpellier : 1-327, 170 fig. (1936). — N. d. T.

des Durians modifiés, et celle du Horse-Mango (*Mangifera foetida*). Duke décrit une odeur semblable por une espèce de *Swartzia* (Légumin.) du Brésil, dont les gousses sont mangées par les tapirs et les porcs, de même que les Durians en Malaisie. Il y a certainement plus à apprendre sur la signification de ce facteur en tant qu'ultime stimulateur de l'appétit qu'en ce qui concerne la protection chimique du fruit immature. Il a pu

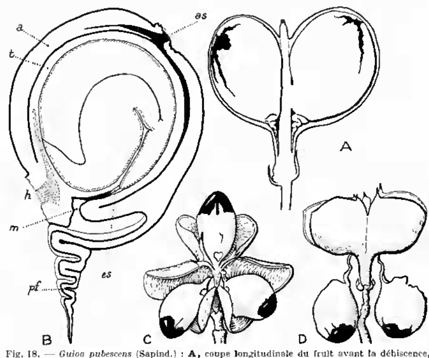


Fig. 18. — *Guioa pubescens* (Sapind.) : **A**, coupe longitudinale du fruit avant la débiscence, × 3; **B**, coupe de la graine en place, × 7; **C** et **D**, deux stades de la déhiscence, × 2. — *a*, arille (jaune); *as*, arilostome; *es*, endostome du tégument interne; *h*, hile; *m*, micropyle; *pf*, pseudofunicule; *t*, testa (noire).

y avoir beaucoup plus d'odeurs pour attirer les premiers éléphants, les premiers tapirs et les bêtes à vue courte; et il semblerait que ces odeurs ne soient pas étrangères à la sélection et à la survie du Durian.

RÉCAPITULATION

Comme chacun des paragraphes précédents pourrait fournir la matière de tout un livre, je récapitulerai pour plus de clarté; je suivrai l'ordre dans lequel l'évolution me paraît s'être généralement déroulée; les principales étapes du développement de l'arbre moderne seront montrées, et nous garderons présent à l'esprit que ce sont les fruits et les graines

comme mécanismes de dispersion, qui sont les organes reproducteurs les plus significatifs des plantes à fleurs.

A. STADE PACHYCAULE

Tige massive, riche en sève, à bois tendre, peu ou pas ramifiée, avec un développement des entre-nœuds faible ou nul; mégaphyllie, mégaspermie.

1. *Phase monocaule ou cycadoïde.*

Arbres monocarpiques bas, vigoureux, à tige unique, à entre-nœuds nuls, à écailles peltées; feuilles composées multipennées, avec probablement un rachis épineux (fleurs géantes primitivement terminales, présentant sur un axe non contracté des étamines pennées et de larges carpelles revêtus d'écailles peltées; fruit en un faisceau de larges follicules épineux atteignant peut-être 0,5-1 m de long, rouge à maturité et montrant après déhiscence de nombreuses et volumineuses graines noires longues peut-être de 2 cm, couvertes d'un arille rouge et pendant au bout de leur funicule persistant.

Cette phase est en grande partie hypothétique. Elle peut avoir été vraiment monocaule et monocarpique, ou encore sympodique, polycarpique et pseudomonocaule comme le *Cycas* lui-même; la ressemblance avec les fougères arborescentes incite cependant à considérer comme fondamentale l'absence de ramifications. Cette forme arborescente, cette phase, persiste non seulement chez les Cycadacées, mais encore, avec quelques modifications dans le développement des entre-nœuds, chez les Palmiers et les jeunes pieds de beaucoup d'arbres-dicotylédones à feuilles composées (*Carica*, *Cecropia*, *Schizolobium*, *Bombax*, *Aralia*, etc...); les stades juvéniles récapitulent, en fait, cette phase ancestrale de l'histoire de l'évolution des arbres modernes. Le passage de la feuille composée à la feuille simple se rencontre chez de nombreuses formes jeunes d'arbres modernes; autre exemple instructif, l'*Agave* monocarpique qui est microsperme et montre que la plante en rosette massive à entre-nœuds nuls, peut dériver directement de la forme arborescente Cycadoïde. Au moins, l'*Agave* montre la nécessité d'examiner à nouveau toutes les formes de croissance des Monocotylédones tropicales et subtropicales.

Le carpelle épineux primitif est manifestement l'équivalent de la mégasporophylle pennée, réduite à une écaille de bourgeon ou à un phyllode basipète; c'est de ce fait l'homologue des pétioles épineux des *Cyathea* et *Cycas*. Mais, dans l'évolution de l'Angiosperme, le plein développement de la mégasporophylle ou du carpelle est postérieur à la fécondation. Et pourtant, le développement précoce, basipète ou phyllodique, continue non seulement à caractériser les feuilles des Monocotylédones, mais encore les fleurs en général; ce mécanisme conduit éventuellement aux cycles floraux gamophylles et à l'ovaire infère. Le cas extrême de réduction s'observe chez *Welwitschia*.

2. *Phase monocotylédone.*

Tôt ou tard les plantes à rejets de souche doivent avoir apparu dans la phase Cycadoïde par suite d'un excès de photosynthèse; chez les arbres monocarpiques, c'est spécialement le cas de ceux qui ne présentent pas d'épaississement secondaire. Ainsi, chez les Palmiers, les Graminées et les Musacées, des formes arborescentes en touffes sont apparues *(Metroxylon, Bambusa, Ravenala, Musa)*; combinées avec la microspermie et l'accroissement des entre-nœuds, ces formes ont produit les caractéristiques herbacées-monocotylédones en touffes, les herbes des prairies et des marécages, ainsi que les Zingibéracées et les Marantacées; chez ces dernières le rhizome naît du développement secondaire d'un rejet de souche. De telles formes herbacées ne sont pas apparues chez les Dicotylédones; les Dicotylédones herbacées dérivent en effet de formes arbores-

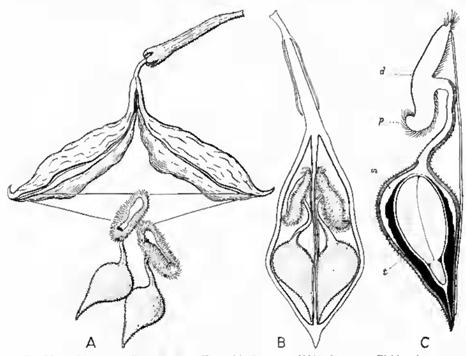


Fig. 19. — *Gyrinopsis* aff. *cumingiana* (Thymel.) (Corner n° 29195, Singapore Field) : **A**, capsule bivalve sèche, brunâtre, après déhiscence; chaque loge produit une graine à arille (?) vêtu d'une fourrure brune; les deux graines sont suspendues par les pseudofunicules, × 1,5; **B**, capsule pleine × 1,5 et **C**, graine mûre × 3, en coupes; la graine noirâtre pubérulente et bombée porte au bout d'un col sinueux, un appendice brun et poilu orné d'un disque blanc (*d*). Les pseudofunicules unissent l'appendice au corps de la graine, ce sont des fibres que la déhiscence détache du pli central de la cloison de la capsule. Noter que l'embryon est suspendu au milieu d'un coussin protecteur d'air (en noir). — *p*, poils de l'appendice; *m*, résidu de la couche interne de la testa; *t*, testa protectrice (noirâtre).

centes à épaississement secondaires; ce processus évite la formation de rejets et les formes de jeunesse de telles plantes ne passent pas comme chez l'Agave par un stade de rosette dépourvu d'entre-nœuds.

On se trompe généralement en considérant le genre *Ravenala* comme composé de deux espèces, *R. guyanensis* et *R. madagascariensis*, avec une distribution évidemment très discontinue. Actuellement, ces deux plantes sont considérées comme génériquement distinctes. *R. madagascariensis* a les inflorescences latérales, les fleurs, les graines et le pollen semblable à ceux des *Strelitzia* sud-africains; tandis que *R. guyanensis* présente des différences qui le rattachent au genre sud-américain *Heliconia*. Ainsi, géographiquement, les deux groupes naturels sont cohérents et, phylétiquement, ils montrent chacun les caractères anciens et relictuels de ces formes arborescentes.,

3. *Phase Papayer ou caricoïde.*

Elle ressemble à la phase cycadoïde mais avec des débuts d'entre-nœuds et des ramifications éparses sur une tige moins massive; chez les Dicotylédones, il y a absence de rejets par suite de l'élongation des stades de jeunesse, et du fait de l'épaississement secondaire de la tige.

Les *Pandanus*, aussi bien que le *Carica* sont typiques de cette phase; on peut leur adjoindre *Hyphaene*, les Cactacées et peut être aussi les Nymphacacées (dérivés aquatiques sub-herbacés). Mais, malgré leur tronc plus ou moins massif ou encore leur bois plus ou moins dur, on peut rattacher à la même phase arborescente un grand nombre d'arbres tropicaux dispersés parmi des familles variées : Simaroubacées *(Eurycoma)*, Campanulacées; Solanacées, Composées, Bignoniacées *(Oroxylon, Pajanelia)*, Araliacées, etc... Il est impossible de tracer une limite précise entre ce stade et les deux suivants (cf. *Artocarpus*, *Cecropia*, *Macaranga)*, mais il est intéressant d'observer qu'ils ont pu, eux aussi, donner naissance à des dérivés herbacés par acquisition de la microspermie avant que la vraie forme arborescente moderne n'ait été atteinte. *Cecropia* et *Macaranga*, avec leur taille médiocre, sont principalement limités aux forêts tropicales dégradées rendant ainsi évident le rôle de l'écologie dans l'évolution de cette forme d'arbre.

Dans cette phase, la variation principale semble porter sur la position de l'inflorescence, qui peut être terminale (Bignoniacées, *Pandanus*), ou latérale (*Carica*, *Nymphaea*, *Cecropia*, *Macaranga* et les Araliacées).

Les arbres-bouteilles, comme *Adansonia* ou *Brachychiton*, viennent s'intercaler entre la phase *Carica* et la phase *Dysoxylon*.

B. STADE LEPTOCAULE

Rameaux plus ou moins grêles, très ramifiés, et bois plus ou moins dur; entre-nœuds plus ou moins bien développés; mégaphyllie ou microphyllie; mégaspermie ou microspermie.

1. Mégaspermes

4. *Phase Dysoxylon.*

Les *Dysoxylon* (Méliac.) sont typiques de cette importante sorte d'arbres tropicaux à feuillage composé mégaphylle, décussé ou spiralé sur d'assez gros rameaux ascendants. Chez *Dysoxylon* également, persiste de façon caractéristique un fruit arillé qui se présente sous la forme d'une capsule loculicide charnue. Beaucoup de Légumineuses, Sapindacées, Burséracées, Anacardiacées, Bombacacées, Sterculiacées, etc... sont de ce groupe, de même que *Bocconia, Hevea,* et (en partie) *Artocarpus.*

Ici encore, comme dans la phase *Carica*, existent à la fois des inflorescences latérales et des inflorescences terminales; mais, comme dans les deux groupes suivants, il n'y a pas de dérivés herbacés; ce sont les arbres mégaspermes tropicaux par excellence.

5. *Phase Magnolia.*

Cette phase ressemble à la précédente, mais avec des feuilles simples représentant soit des folioles terminales *(Mangifera, Lucuma, Persea)*, soit des feuilles composées palmées *(Dillenia* et peut-être *Magnolia)*, et les rameaux sont ici moins massifs. Typiques sont les Magnoliacées, Dilléniacées, Sapotacées, *Barringtonia, Persea, Quercus*, etc... mais de nombreuses transitions existent avec la phase précédente (comme chez les Sterculiacées), ou avec celle qui suit (comme chez les Myrtacées, Mélastomacées et Elaeocarpacées). Les arbres-à-étages des genres *Terminalia, Achras, Palaquium, Elaeocarpus, Sloanea* et *Cerbera* [1], sont caractéristiques de cette phase (voir Corner 1940). Les feuilles peuvent être grandes ou petites.

6. *Phase Myristica.*

Elle coïncide avec la phase *Magnolia* quant aux feuilles simples, mais l'arrangement foliaire, alterne ou décussé, se présente ici dans un plan unique et qui donne au feuillage une allure aplatie sur des extrémités horizontales. Ceci paraît être le mode de déploiement du feuillage le plus perfectionné parmi tous les arbres, et les rameaux sont ici typiquement grêles. Ces arbres sont généralement plus ou moins microphylles. Caractéristiques sont les *Myristicacées*, les *Annonacées* et beaucoup de genres modernes d'arbres tropicaux ou tempérés comme *Fagus, Carpinus, Durio, Symplocos* p. p., *Diospyros, Lecythis, Memecylon, Eugenia* p. p., etc...

7. *Forme cauliflore.*

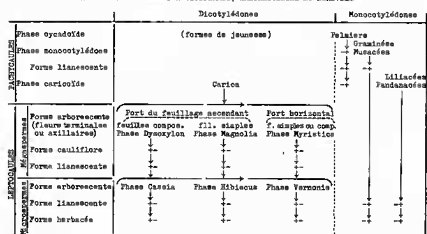
Cette forme peut se superposer à n'importe laquelle des trois phases précédentes, lorsque les rameaux sont déjà devenus grêles, alors que les

1. Apocynacée; en Afrique *Alstonia* présente un remarquable port à etages. N. d. T

fleurs et les fruits sont encore massifs; elle est cependant plus caractéristique de la phase Myristica, cf. *Myristica*, *Polyalthia*, *Diospyros*, *Eugenia*, *Durio*.

2. Microspermes

Dans cette catégorie qui groupe les arbres les plus modernes, on peut trouver des équivalents aux phases précédentes 4, 5 et 6; on aboutit alors à trois nouvelles phases qui peuvent être respectivement représentée de façon typique par *Cassia*, *Hibiscus* et *Vernonia*. Dans chacune de ces phases, et cela est caractéristique des Microspermes, on trouve des dérivés herbacés. Quelques genres dont tous les représentants sont ligneux, font exception comme *Weinmannia*, *Populus* et *Salix*.



Le diagramme ci-dessus présente un résumé de la théorie du Durian; il peut suggérer les observations suivantes.

a. — Il apparaît que la lacune qui sépare la phase cycadoïde du stade leptocaule est largement remplie par les Monocotylédones qui peuvent être considérés comme représentant les proto-Dicotylédones; de même que les Conifères et les Gnétales sont les représentants modernes des proto-Gymnospermes. Tandis que les Dicotylédones produisaient toute la sucession des stades évolutifs de la forêt, les formes arborescentes des Monocotylédones semblent n'avoir produit que les stades les plus primitifs. Ainsi les forêts tropicales de fougères arborescentes, de Ptéridospermes et de Cycadales semblent avoir laissé la place à des forêts de palmiers, avant que ne soient établies les forêts de Dicotylédones à larges feuilles. L'absence d'épaississement secondaire, ainsi que l'absence de racine pivotante et d'entre-nœuds développés à la germination, sont des

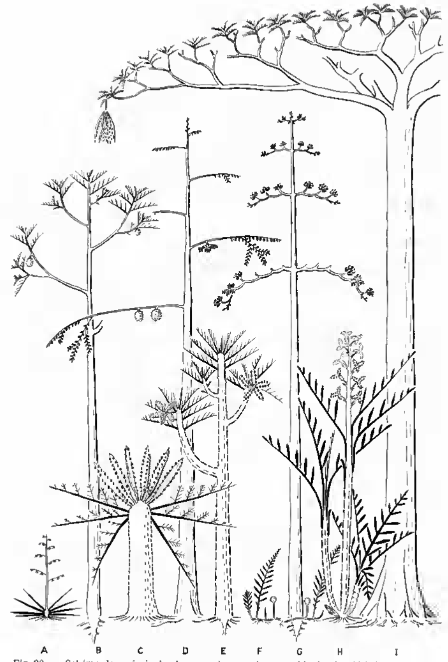


Fig. 20. — Schéma des principales formes arborescentes ou subherbacées dérivées (**A** et **F**) : **A**, Agave en rosette qui dérive directement de C par réduction; **B**, arbre leptocaule mégas-

caractères primitifs que les Monocotylédones présentent en commun avec les fougères arborescentes. Le problème pourrait être, en fait, non pas de savoir pourquoi les Monocotylédones ont divergé à partir des Dicotylédones, mais pourquoi les germinations dicotylédonées ont divergé à partir des Monocotylédones.

b. — Il existe une différence très grande entre le port ligneux et le port herbacé chez les Dicotylédones arborescentes du premier groupe (leptocaules-mégaspermes). La différence est beaucoup moins nette dans le cas des microspermes (à peine plus que dans le cas des deux séries de Monocotylédones donnant des dérivés herbacés). Ne pas distinguer ces deux classes d'arbres est cause de la confusion qui règne actuellement dans les tentatives de classification des Dicotylédones en groupes ligneux et en groupes herbacés. Les Méliacées et Sapotacées ne sont pas l'équivalent des Malvacées et des Rubiacées ligneuses.

c. — La forme herbacée a été différenciée selon deux lignes principales, à partir des pachycaules et à partir des leptocaules microspermes qui peuvent secondairement être ou non à bois mou); cette analyse aidera à expliquer quelques-uns des malentendus qui existent aussi au sujet du port herbacé.

d. — La liane est un cas spécial dont l'origine se situe à n'importe laquelle des phases de l'arbre leptocaule (aussi bien que des Monocotylédones).

e. — Toutes les phases sont efficacement et abondamment représentées par les plantes tropicales, mais seules les microspermes et les Monocotylédones herbacées sont bien représentées dans les flores tempérées; ceci illustre bien ce qui est une évidence pour la plupart des botanistes étudiant les forêts tropicales, qu'aucune plante à fleur n'a pu émerger des forêts tropicales vers les pays de mousson ou les régions tempérées, avant d'être adaptée, structuralement et physiologiquement, à faire face à des conditions rigoureuses.

f. — Les Casuarinacées, Salicacées, Cunoniacées, etc... Familles arborescentes, microspermes et microphylles d'une part, et les genres mégaspermes mais tempérés, *Quercus*, *Fagus*, *Juglans*, *Aesculus*, etc... d'autre part, persistent comme des impasses dans l'évolution et demandent une étude particulière.

g. — Les premières Angiospermes, à bois mou avec de grandes feuilles

---

perme à feuilles insérées en spirale; **C**, forme cycadoïde hypothétique, monocaulae et monocarpique, à bouquet terminal de follicules épineux et à graines arillées; **D**, arbre leptocaule cauliflore à feuilles alternes simples sur des rameaux horizontaux (cf. *Durio*); **E**, forme caricoïde pachycaule peu ramifiée, à feuilles composées, à entrenœuds réduits à follicules axillaires et à arilles; **F**, Monocotylédone cauliflora herbacée, rhizomateuse à rejets aériens portant à plat des feuilles simples semblables à celles des arbres dicotylédones cauliflores mais dérivant de **H** (cf. Zingibéracées); **G**, arbres à étages, à fruits capsulaires et à arilles (cf. *Slonea*), à feuilles simples en rosettes (cf. *Terminalia*); **H**, Monocotylédone pachycaule à rejets, monocarpique, à follicules épineux, à arilles, à feuilles composées (cl. *Ravenala*); **I**, leptocaule mégasperme ancêtre des Légumineuses, à gousses déhiscentes, à arilles, à feuilles composées insérées en spirala (cf. *Parkia*). L'image aurait pu être complétée par quelques silhouettes d'oiseaux et de mammifères primitifs.

composées mésophytiques et de grosses graines sans pouvoir de dormance, n'ont très probablement pas pu laisser de traces fossiles. La plantule de *Rhizophora*, germant sur la plante-mère, est peut-être le représentant actuel d'un type archaïque de proto-angiosperme d'estuaire.

h. — Une réduction de taille succède toujours à une apogée dans une localité optimum donnée (cf. *Lepidodendron* et *Calamites*). Ainsi les forêts des tropiques cèdent la place à des savanes sous l'influence du facteur humain; ailleurs les bambous sont remplacés par des prairies.

i. — Un vaste champ de recherches est ouvert pour l'analyse de la position relative de chaque famille et genre d'Angiospermes dans ce diagramme évolutif. Chaque petit groupe spécifique de plantes tropicales devra faire l'objet d'investigations renouvelées, car la place de la majorité des espèces est encore très imparfaitement connue si l'on s'en tient à la bibliographie (cf. p. 177, la confusion à propos du genre *Ravenala*).

CONCLUSION

J'ai évité presque toute référence aux caractères de la fleur. Récemment encore, en 1930, quelqu'un écrivait : « le fruit n'a que peu ou pas de valeur pour contribuer à la connaissance de l'aspect primitif des Angiospermes. » La théorie du Durian, comme je l'ai appelée sur le conseil du Dr H. Godwin (Cambridge Botany School), montre qu'il est possible, en prenant pour base l'étude des fruits tropicaux, d'arriver à une compréhension étendue de l'évolution de l'arbre moderne, et peut-être même de la plupart des êtres vivants qui ont accompagné les plantes à fleurs depuis leur origine jusqu'à leur épanouissement.

La théorie montre qu'à partir d'arbres de petite taille, à port de *Cycas*, probablement monocarpiques, à fleurs ou inflorescences terminales et à volumineux follicules rouges épineux renfermant des graines noires à arilles rouges, les forêts tropicales ont dû graduellement se modifier par une évolution qui a abouti aux arbres microspermes modernes. Ce sont les formes arborescentes microspermes qui ont pu donner naissance aux Dicotylédones herbacées; ce sont elles aussi qui sont à l'origine de la plupart des grands arbres. La forêt a pu par la suite augmenter sa complexité, particulièrement par la prolifération des lianes et des épiphytes, mais aussi réduire la quantité de fruits comestibles qu'elle offrait auparavant à la vie animale. La théorie attire l'attention sur l'un des aspects les plus négligés de la biologie qui est la vie même des forêts tropicales; elle insiste sur l'importance des rapports entre les animaux et les plantes et tout particulièrement sur l'énorme diversité des formes arborescentes, des combinaisons de caractères et des processus évolutifs. Cette multiplicité est la raison d'être de la forêt tropicale. Ainsi les arbres cauliflores, les Palmiers, les arbres-à-étages aussi bien que les baies, les drupes, les noix ou les dimensions des graines, trouvent une explication naturelle. *Aesculus* et *Artocarpus*, *Castanea* et *Pandanus*, *Sloanea* et *Durio*, chaque genre trouve sa place naturelle.

Mais comme toute hypothèse prétendant éclairer une matière aussi vaste, celle-ci devra être perpétuellement retouchée au fur et à mesure de la découverte de ses nouveaux aspects; chaque genre ou famille sera à prendre en considération avec les particularités qui lui sont propres. Les ports des arbres, les bois, les feuilles, les boutons, les fleurs, les fruits, les graines et les racines fournissent tous les critères qui devront être un par un analysés et soupesés.

Il est maintenant manifeste que les ancêtres d'*Archidendron*, *Delonix*, *Durio*, *Sterculia*, *Sloanea*, *Dysoxylon*, etc..., qui ont des tiges épaisses, des feuilles composées, de grandes fleurs et des fruits à arilles rouges, ont représenté un « climax » de formes arborescentes adaptées aux conditions optimales que peuvent trouver, dans la ceinture équatoriale, les plantes de terre ferme; ainsi ces formes arborescentes ancestrales représentent le Xérophyton ou plante de terre ferme. Mais l'apogée de ces formes, en dimensions comme en puissance de survie, n'est plus réservée à quelques genres. Elle se manifeste actuellement dans des familles telles que les Papilionacées, Diptérocarpacées, Anacardiacées, Lécythidacées, Cupulifères, etc... Dans ces familles on remarque une tendance à la réduction de la taille et de la complexité des branches, feuilles, fleurs et fruits; mais la grosse graine comme facteur forestier se maintient. Ce sont ces familles modernes d'arbres tropicaux mégaspermes qui donnent, me semble-t-il, dans leur homoplastique diversité, une idée exacte du Xérophyton. La plupart des flores tempérées tirent leur origine des forêts tropicales. Ces forêts se maintiendront, en dehors de tout facteur humain, aussi longtemps que persistera le climat de la rain-forest; et comme celui-ci se dégrade, elles cèderont la place aux arbres microspermes, éventuellement aux savanes, et ainsi l'âge d'or sera révolu à jamais.

SOMMAIRE

(Repris textuellement de l'édition originale.)

Taking the Durian *(Durio zibethinus)* as the type of fruit, and using the Leguminosæ, particulary, for exemplification, as well as as *Carica*, *Artocarpus*, *Aesculus* and *Castanea*, it is argued that the primitive angiosperm fruit must have been a red fleshy follicle, probably spiny, with large black seeds hanging on persistent funicles and covered with a red aril.

From this precept, it is argued further that the primitive angiosperm must have been a mesophytic, tropical, Cycad-like monocaulous tree with large pinnate leaves and peltate scales, probably monocarpic, and producing a terminal cluster of large arillate follicles.

Ramification with consequent reduction in size and complexity of the branches, leaves, flowers, and fruits, and the evolution of axillary inflorescences, have led to the modern tree-form with many slender twigs, simple leaves in horizontal sprays, small flowers, and greatly increased height.

Among modern tropical rain-forest trees a distinction is drawn between the more primitive *pachycaul* trees with massive unbranched, sparingly branched, or suckered (monocotyledonous) trunk, soft wood, and large leaves, and the orthodox *leptocaul* trees with relatively slender twigs and hard wood. A further distinction is made among leptocaul trees between the *megaspermous* and non-herbaceous and the *microspermous*

from which the dicotyledonous herbaceous plants have been derived; transitions between these two kinds of trees appear to be rare. Cauliflory is a condition forced upon leptocaul trees with, usually, applanate foliage by the retention of the old massive forms of flower and fruit.

The principles of *axial conformity* (or the correspondence in size and complexity between appendages and the parent axis) and *diminution on ramification* are indicated as fundamental to the construction of land-plants.

Modern fruits as capsules, nuts, winged indehiscent fruits, and so on have been evolved from the primitive arillate fruit with consequent great loss in food-supply to forest birds and mammals.

The significance of the spiny armour, the colour, the dangling seeds, and the smell of arillate fruit is discussed.

Ouvrages cités

Bailey F. M. — Catalogue of Queensland Plants (1916).

Church A. H. — Thalassiophyta... Oxford Botanical Memoirs, nº 3 (1919).

Corner E. J. H. — Wayside Trees of Malaya, Singapore (1940).

— Suggestions for Botanical Progress. New Phytol., XLV : 185 (1946).

— The Annonaceous Seed and its Four Integuments. Ibid. XLVIII (1949).

Pfeiffer A. — Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Engl. Bot. Jahrb., XIII. 492-540, t. 6 (1949).

Pincher, Chapman. — Vision in Fishes. Discovery, July, p. 215 (1947).

Références complémentaires

Baillon H. — Le fruit du Durian, Bull. Soc. Linn. Paris **1** : 369-370 (2 mai 1883).

Corner E. J. H. — The Leguminous Seed, Phytomorphology **1**, 1-2 : 117-150 (1951).

— The Durian Theory extended I., Phytomorphology **3** : 465-476 (1953); **II** et **III**, ibid. : 152-165 et 263-274 (1954).

— A Dipterocarp clue to the Biochemistry of Durianology. Annals of Bot. **27** : 339 (1963).

Lemesle R. — Contribution à l'étude de quelques familles de Dicotylédones considérées comme primitives, Phytomorphologie **5**, 1 : 11-45 (1955).

Ozenda P. — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. Jouve éd. Paris : 1-183 (1949).

Parkin J. — The Durian Theory : a criticism, Phytomorphology **3**, 1-2 : 80-88 (1953).